Wie verständigen sich Frösche?

von
Walter Hödl

Abstract: Communication in frogs

Vocalizations are the most prominent signals of anuran amphibians. Most frog species have well-developed vocal structures capable of producing a variety of sounds that serve to attract mates, advertise territories, or express distress. The mechanism of sound production and kinds of vocalizations and their functions are described. Abiotic and biotic factors affecting vocalizations are discussed. Frogs breeding in noisy environments, such as multispecies habitats or torrential streams must compete acoustically with the noise generated by co-occurring species or rushing water. To communicate biologically significant information in the midst of high ambient noise levels, some anuran species have developed seismic or conspicuous visual displays.

Anmerkung: Für alle Vertreter der klar definierten Amphibienordnung Anura (Froschlurche) wird hier die auch in der englischsprachigen wissenschaftlichen Literatur gebräuchliche Sammelbezeichnung „Frösche" (engl. frogs) verwendet.



Abb. 1: Die auffälligsten Signale der Froschlurche sind die Anzeigerufe der Männchen. Rufendes Männchen von *Hyla walfordi* (Kopf-Rumpf-Länge 22 mm). Schwimmende Wiesen, Lago Januari, Amazonas, Brasilien. Foto: W.Hödl.

Einleitung

Zur Orientierung in ihrer Umwelt und zur Verständigung untereinander benötigen Tiere Signale. So locken paarungsbereite Männchen artgleiche Weibchen an oder schrecken Rivalen ab, Kinder betteln bei ihren Eltern um Nahrung, giftige Organismen warnen potentielle Räuber. Zur Kommunikation benutzen Tiere alle Arten von Signalen, für deren Empfang sie geeignete Sinnesorgane haben. Durch Kopfschläge verursachte Substraterschütterungen („seismische Kommunikation") und chemische Substanzen sind die Mittel der Fernorientierung von Termiten (HÖDL & PAVLOUSEK 1983, WILSON 1971). Pärchen des Seidenspinners *Bombyx mori* finden sich mittels des leicht flüchtigen Duftstoffes Bombykol (SCHWINK 1954). Leuchtkäfer produzieren vorwiegend gelbgrüne Lichtzeichen im artspezifischen Rhythmus, um einander zu finden. Aber Vorsicht vor artfremden leuchtfähigen Käfern, die diese Signale nachahmen: Was verführerisch als Braut lockt, kann sich gelegentlich als – signaltäuschender – Räuber entpuppen (LLOYD 1988). Vögel zeigen ihre Paarungsbereitschaft meist akustisch an (BERGMANN & HELB 1982), ebenso Grillen (HUBER & THORSON 1988) und Heuschrecken (BAILEY 1991). Zahlreiche Fischarten sind laut- und hörbegabt (LADICH 1991), manche Fische hingegen kommunizieren mittels schwachelektrischer Signale (KRAMER et al. 1981). Häufig zeichnen sich fortpflanzungsbereite Tiere zusätzlich durch eine besondere Färbung aus („Hochzeitskleid") oder unterstützen akustische Signale mit gut sichtbaren Verhaltensweisen (z.B. Singflug der Feldlerche *Alauda arvensis*). Säugetiere verwenden in der Regel eine Summe von visuellen, chemischen und akustischen Signalen, um die Aufmerksamkeit ihrer Partner auf sich zu lenken.

Jede Art von Signal hat andere Vor- und Nachteile. So kann man chemische und optische Signale als Marken irgendwo hinterlassen, elektrische oder akustische sind hingegen augenblicksbezogen, also nie länger anwesend als der Urheber selbst, und klingen rasch ab. Chemische und akustische Signale gehen „um die Ecke", optische jedoch nicht. Schallereignisse sind ebenso wie Duftstoffe und elektrische Felder von Lichtverhältnissen unabhängig und können daher auch nachts, in dunklen Höhlen oder schlammigen Gewässern empfangen werden.

Aufzufallen, also vom Hintergrund trennbar zu sein, ist eine Grundvoraussetzung der Kommunikation. Wichtige Kosten-Nutzen-Abwägungen für das sendende Tier betreffen dabei die Reichweite, die Geschwindigkeit der Signalveränderung, die Fähigkeit zur Überwindung von Hindernissen, die Lokalisierbarkeit und vor allem den zur Signalgebung notwendigen Energieaufwand. (zusammenfassende und weiterführende Literatur: KREBS & DAVIES 1981, LEWIS 1983, SEBEOK 1977, TEMBROCK 1975, WICKLER & SEIBT 1977, u.a.).

Stimmen in der Nacht – zur Bioakustik der Frösche

Im Bemühen von Rivalen und Geschlechtspartnern wahrgenommen zu werden, haben Frösche eine Fülle von vorwiegend akustischen Kommunikationsstrategien entwickelt (FRITSCH et al. 1988, NARINS 1995). Die meist nächtliche Lebensweise und der relativ geringe Energieaufwand bei der vokalen Lauterzeugung sowie die große Informationsmenge, die sich mit Schallsignalen transportieren läßt, haben bei Fröschen zur Ausbildung komplexer Mechanismen der akustischen Kommunikation (vergl. Abb.1) geführt.



Abb. 2-5: Frösche rufen bei geschlossenem Maul. Kontraktionen der Rumpfmuskulatur pressen Luft aus der prall gefüllten Lunge (oben) in die sich ausdehnende Schallblase (unten). Dabei erzeugen die in Schwingungen versetzten Stimmbänder des Kehlkopfes einen Laut. Die Schallblasen funktionieren als Schallradiator; ihre vermeintliche Funktion als Schallverstärker ist wissenschaftlich nicht ausreichend belegt. Links (oben: Abb. 2, unten: Abb. 4): Mittelmeerlaubfrosch *Hyla meridionalis* (Männchen, 41 mm) Teneriffa.
Rechts (oben: Abb. 3, unten: Abb. 5): Amazonischer Lidblasenfrosch *Physalaemus ephippifer* (Männchen, 28 mm), Alter do Chão, Amazonien, Brasilien. Fotos: W. Hödl.

• Wie quaken Frösche ?

Bevor erwachsene Froschmännchen – und nur diese sind in der Regel lautbegabt! – ihren Ruf erschallen lassen, nehmen sie durch Absenkung des Mundbodens bei geschlossenem Maul Luft über die Nasenlöcher in den Mundraum auf. Die anschließende Anhebung des Mundbodens bei gleichzeitigem Verschluß der Nasenlöcher bewirkt, daß ein Teil des angesaugten Luftvolumens in die Lunge gelangt. Dieser Vorgang wird solange wiederholt, bis die Lunge prall gefüllt ist. Erst jetzt ist ein Männchen rufbereit (Abb. 2, 3). Während des Rufvorganges wird die Luft zwischen Lunge und Mundraum hin und her bewegt. Dabei bleiben das Maul und die mit Ringmuskulatur ausgestatteten Nasenöffnungen geschlossen. Auf dem Weg zwischen Lunge und Mundraum durchströmt die Luft den Kehlkopf, dessen Stimmbänder in Schwingungen versetzt werden und einen Laut erzeugen (GANS 1973). Bei nahezu allen Froscharten entsteht der Ruf während der expiratorischen (= Ausatmungs-) Phase (Abb. 4, 5). In den allermeisten Fällen werden die Rufe über aufgeblähte Kehlsäcke (= Schallblasen) abgestrahlt, die unpaar (Abb. 1,6,7), paarig (Abb. 8,9), kehlständig (Abb. 6, 7) oder lateral (Abb. 8, 9), innerlich oder äußerlich (Abb. 1, 6-9) sein können. Am verbreitetsten sind die singulären kehlständigen Schallblasen, wie sie bei Vertretern der Baumfrösche (Hylidae, Abb. 1, 2 ,4), Kröten (Bufonidae, Abb. 6) und Pfeilgiftfrösche (Dendrobatidae, Abb. 2, PROY, in diesem Band)



Abb. 6-9: Nur geschlechtsreife Männchen besitzen Schallblasen. Links oben (Abb. 6): Sandkröte *Bufo granulosus* (58 mm, Manaus, Zentralamazonien, Brasilien); rechts oben (Abb. 7): Glasfrosch *Hyalinobatrachium fleischmanni* (23 mm, Monte Verde, Costa Rica) links unten (Abb. 8): Brasilianischer Bachpfeiffrosch *Hylodes phyllodes* (22 mm, Picinguaba, São Paulo, Brasilien); rechts unten (Abb. 9): Krötenlaubfrosch *Phrynohyas coriacea* (58 mm, Panguana, Llullapichis, Peru). Fotos: W. Hödl.



Abb. 10: Die Rotbauchunke *Bombina bombina* (Männchen 32 mm, Keskemet, Ungarn), ist eine der ganz wenigen von den über 4000 Froscharten bei denen die Lautproduktion inspiratorisch erfolgt. Foto: W. Hödl.

vorkommen (LIU 1935). Die heimischen Unken (Abb. 10) sind hinsichtlich ihres Rufmechanismus eine seltene Ausnahme: Ihre Stimme ertönt, während die Luft vom Mundraum in die Lunge strömt, wobei die Lunge zur funktionalen Schallblase wird. Das die Lunge umgebende Muskelgewebe und die verhältnismäßig dicke Flankenhaut sind für den gedämpften und „weichen" Charakter der Unkenrufe verantwortlich (LÖRCHER 1969).

• Wozu dienen Schallblasen?

Die meist sphäroidische Form der Schallblasen führt zu einer nahezu gleichmäßigen Abstrahlung der Schallenergie in alle Richtungen (vergl. GERHARDT 1975). Die nahezu kugelförmige Abstrahlcharakteristik ermöglicht es rufenden Fröschen, positionstreu zu bleiben, selbst wenn sie - wie in den meisten Fällen - zunächst den Standort ihres Adressaten gar nicht kennen. Die Körperausrichtung wird in der Regel erst dann geändert, wenn ein artgleiches Tier antwortet (HÖDL 1982). Wissenschaftlich noch nicht bestätigt ist die vermeintlich lautverstärkende Eigenschaft der Schallblasen; kaum untersucht sind ihre Filtereigenschaften (MARTIN 1967, 1972).

Bei Fröschen ohne bzw. mit inneren Schallblasen wirkt die Muskulatur des Mundbodens als einziger Antagonist zur luftauspressenden Rumpfmuskulatur. Die elastischen Kräfte der während der Lauterzeugung stark gedehnten äußeren Kehlsäcke bedingen die rasche Rückführung der Luft in die Lungen (vergl. DUDLEY & RAND 1991). Neben der rein akustischen Funktion ist eine optische Signalwirkung der während des Rufvorganges „blinkenden" Schallblasen denkbar, aber experimentell bisher nicht untersucht (RAND 1988). Aufblasbare Kehlsäcke sind ausschließlich bei geschlechtsreifen Männchen vorhanden. Bei Arten mit kehlständiger Schallblase sind die Männchen selbst im Ruhezustand leicht an der lockeren, dünnen und -meist durch geplatzte Adern- etwas dunkleren Kehlhaut zu erkennen. So ist z.B. die Kehle der weiblichen Laubfrösche weiß gekörnelt wie die übrige Unterseite; das rufaktive Männchen hingegen weist stets eine runzelig gelbbraune Kehlhaut auf.

• Froschrufe sind angeboren

Die Rufe der Frösche sind erblich fixiert und somit ein unveränderliches Art- und Bestimmungsmerkmal wie irgendeine anatomische Eigenschaft auch (DUELLMAN & TRUEB 1986). Besonders deutlich zeigt sich die Vererbbarkeit der Rufparameter bei den heimischen Grünfroscharten *Rana ridibunda* und *Rana lessonae*. So produziert der Kleine Wasserfrosch *Rana lessonae*, lange „schnarrende" Rufe, während die Laute des Seefrosches *Rana ridibunda* an kurze menschliche Lacher erinnern (s. wiss. Name: *ridibundus*, -a, -um, lat., mit lachender Stimme). Die aus Kreuzungen von *Rana lessonae* mit *Rana ridibunda* hervorgehende Hybride *Rana esculenta* (s. TUNNER, in diesem Band) ist in sämtlichen Ruftypen intermediär, d.h. Teichfroschrufe beinhalten sowohl lachende (harmonisch-schwankende) wie schnarrende (geräuschhaft-rhythmische) Elemente (BRZOSKA 1980). Anders als bei Vögeln, die in einer sensiblen Entwicklungsphase Gesangselemente erlernen können (THIELCKE 1970), sind Stimmnachahmungen und akustische Prägungsphänomene [„Dialekte" - trotz des im Titel eines „Science"-Artikels (fälschlich) verwendeten Begriffes (CAPRANICA et al. 1973)] - bei Fröschen unbekannt. Die Froschrufe weisen eine hohe akustische Vielfalt auf. Nur wenige Signale der Frösche und Kröten können onomatopoetisch mit „Quaken" umschrieben werden. Das Lautspektrum reicht vom dumpfen Grollen über Krächzen, metallisches Hämmern,

lachendes Gicksern, Trillern, Pfeifen, bienenartiges Gesumm bis hin zu weinerlichem Raunzen und ochsenartigem Gebrüll. Nicht selten werden vor allem Rufe tropischer Frösche irrtümlich anderen lauterzeugenden Tiergruppen, wie Vögeln, Insekten oder Säugetieren zugeordnet (HÖDL 1993).

Wie hören Frösche?

Der schallaufnehmende Apparat der Frösche besteht äußerlich aus dem deutlich sichtbaren, hinter dem Auge liegenden, runden Trommelfell, dessen Schwingungen über ein säulenförmiges Gehörknöchelchen und das ovale Fenster in das Innenohr weitergeleitet werden. Darin befinden sich mit der Papilla amphibiorum und der Papilla basilaris zwei getrennte Hörorgane, welche durch die induzierten Flüssigkeitsschwingungen des Innenohres frequenzspezifisch stimuliert werden (CAPRANICA 1977). Ohne auf die komplizierte Verarbeitung des einlangenden Schalls im Detail einzugehen, kann generell gesagt werden, daß die meisten Froscharten in jenem Frequenzbereich ihre empfindlichste Hörschwelle besitzen, der dem energiereichsten Anteil ihres Rufspektrums entspricht. So funktioniert die Hörbahn als akustischer Filter, welcher fremde Signale und Geräusche unterdrückt und artgleiche Lautmuster nahezu ungedämpft passieren läßt (FRITSCH et al. 1988).

In neueren Arbeiten wurden mittels eines Laser-Doppler-Vibrometers die feinen Schwingungen des Trommelfells und der seitlichen Körperoberfläche eines Frosches analysiert. Dabei zeigte sich, daß Luftschall nicht nur von außen das Trommelfell erreicht, sondern zusätzlich über die Flankenhaut, Lunge und weiter über die Luft- und Eustachische Röhre von innen an das Trommelfell gelangt. Dieser Mechanismus ist vermutlich dafür verantwortlich, daß Frösche ihre Ohren nicht durch die eigenen energiereichen Rufe beschädigen (NARINS 1995). Froschrufe sind in der Regel sehr laut und erreichen in unmittelbarer Nähe eines rufenden Tieres gesundheitsschädliche Intensitäten, die denen eines ungedämpften Presslufthammers oder Motorrades in etwa 1 Meter Entfernung entsprechen können (GERHARDT 1975). Die eigenen Laute gelangen sowohl von außen als auch von innen an das Trommelfell, so daß sich die Auswirkungen der Schwingungsamplituden (= Lautstärke) auf dieses bei Phasengleichheit aufheben. Wie Freilandanalysen am Antillenpfeiffrosch *Eleutherodactylus coqui* gezeigt haben, wird in der Tat das Trommelfell durch eigene Rufe kaum in Schwingungen versetzt. Die selbst produzierten Laute werden daher nur sehr gedämpft wahrgenommen (NARINS 1995).

Welche Funktion haben die Rufe der Frösche?

Die auf Einmaligkeit und Unverwechselbarkeit hin angelegten, erbfixierten Froschrufe sind besonders für die Arterkennung geeignet. So dient bei Fröschen und Kröten das „Gequake" vor allem der sicheren Zusammenführung artgleicher Geschlechter. Verwechslungen werden von der Natur schlecht honoriert, denn Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten führen in der Regel nicht zu lebensfähigen Nachkommen. Ovulierte Weibchen müssen – damit sie nicht unnötig Energie in die Entwicklung ihrer, zu diesem Zeitpunkt nicht mehr resorbierbaren Eier investiert haben – innerhalb weniger Stunden arteigene Männchen aufsuchen, um erfolgreich Nachkommen zu produzieren. Die Männchen müssen wiederum so deutlich und unmißverständlich wie möglich „ihren" Weibchen die Paarungsbereitschaft anzeigen.

Die Bioakustik – ein moderner Zweig der biologischen Forschung.

Der Einfallsreichtum, mit dem die Natur den Schall zu einem unentbehrlichen Kommunikationsmittel zwischen Lebewesen werden ließ, hat Naturbeobachter seit jeher fasziniert und in der modernen Biologie zu einer eigenen Fachrichtung zur Erforschung der akustischen Erscheinungen im Tierreich, der sogenannten Bioakustik geführt. Um der rasanten Entwicklung auf diesem Fachgebiet Rechnung zu tragen wurde im Jahre 1988 die internationale Fachzeitschrift „bioacoustics" mit dem Untertitel „The international Journal of Animal Sound and its Recording" ins Leben gerufen.Wie kaum ein Teilgebiet der biologischen Wissenschaften hat die Bioakustik in den letzten Jahrzehnten eine Neu- und Fortentwiklung im methodischen Bereich erfahren. Mit der klangspektrographischen Darstellung von Schallereignissen wurde erstmals eine Methode geschaffen, die eine objektive und quantitative Wiedergabe von Tierstimmen ermöglicht (Abb.11). Die bis vor etwa 40 Jahren notwendigen Darstellungen von Tierstimmen mittels Notenschrift und Lautumschreibung konnten nun entfallen. So mag z. B. die sprachliche Umschreibung der Schlußphase des Buchfinkengesangs mit „aschitzkebier" oder „würzkebier" beim Erlernen und Einprägen des Buchfinkengesanges von mnemotechnischer Bedeutung sein, wissenschaftlich gesehen ist jedoch diese Beschreibung eines Gesangelementes völlig unzureichend. Die Gesänge des heimischen Laubfrosches werden in wissenschaftlichen Abhandlungen nicht mehr – wie z.B. von NEUBAUR (1949) mangels anderer Methoden – mit gäck-gäck-gäck...., „quakende" Wasserfrösche nicht mit oëck-oëck-eoëck, uóck-uóck ... oder koáx-koáx, Unkenrufe nicht mit uh-uh-uh und die Laute der Kreuzkröte nicht mit örrp-örrp-örrp ... oder ärrr - ärrr- ärrr.. umschrieben. Die lautmalerische Beschreibung wird heute allgemein durch die graphische Darstellung in einem Frequenz-Zeit-Diagramm ersetzt. Die erste Übersicht der Tonfrequenzspektrogramme heimischer Froschlurche wurde von SCHNEIDER (1966) publiziert. Das auch als Sonagramm bezeichnete Klangspektrogramm ermöglicht es, ein akustisches Signal in seiner Tonhöhe, seiner relativen Lautstärke und in seinem zeitlichen Verlauf zu analysieren. Viele Feinheiten in den Eigenschaften der Lautäußerungen, die selbst für das geschulte menschliche Ohr nur schwer oder wie im Ultraschallbereich überhaupt nicht erkennbar sind, werden plötzlich sichtbar. Tonaufzeichnungen können mittels Sonagrammen objektiv miteinander verglichen werden. Dieser methodische Fortschritt auf dem Gebiet der Darstellung von Schallereignissen hat zusammen mit der verbesserten Form der Schallaufzeichnung in den letzten Jahren zu einer regelrechten Hochkonjunktur in der bioakustischen Forschung geführt. Während sich gerade in jüngster Zeit mit Hilfe der neuen Methode Bioakustiker der genaueren Erforschung der Ultra- und Infraschallverständigung sowie der Unterwasserkommunikation zuwenden, bilden nach wie vor die im menschlichen Hörbereich liegenden Luftschallereignisse, deren Produktion sowie deren biologische Bedeutung den Schwerpunkt bioakustischer Forschung. Zahlreiche akustische Softwareprogramme ermöglichen heute bereits wissenschaftliche Analysen von Tierstimmen auf einfachen, mit einer sogenannten Sound-Karte ausgestatteten Heimcomputern (Übersicht in: MCGREGOR & RANFT 1994, RANFT 1995).

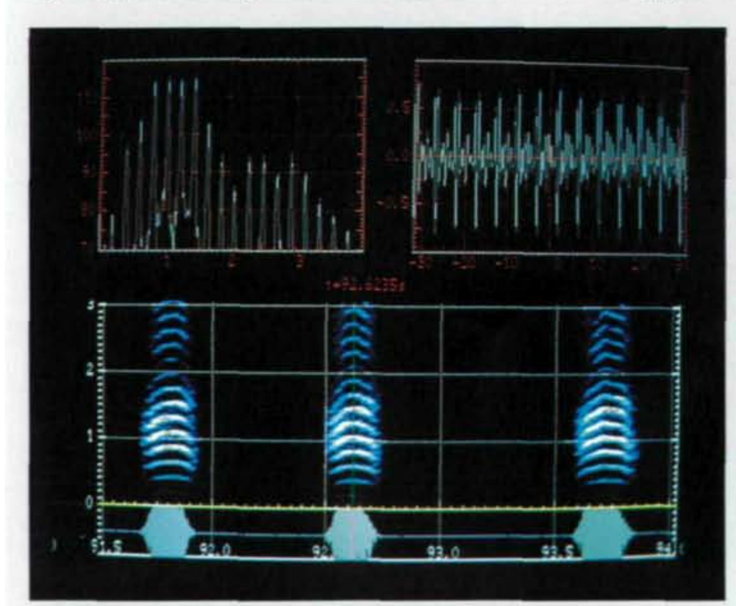


Abb. 11: Klangspektrogramm und Oszillogramm des Anzeigerufes der amazonischen Baumfroschart *Phrynohyas resinifictrix*. Die Rufe bestehen in der Regel aus drei Signalen von 300 ms Dauer, deren Enerergiemaximum bei 1,3 kHz liegt. Das zeitliche Muster (Oscillogramm), oben rechts und die zeitgedehnte Spektralanalyse, oben links, zeigen einen 60 ms dauernden Ausschnitt im energiereichsten Rufabschnitt des ersten von links abgebildeten Signals. Foto: W. Hödl.



Abb. 12: Die nachtaktiven Männchen des Krötenlaubfrosches *Phrynohyas resinifictrix* (64 mm, Panguana, Llullapichis, Peru) rufen oft wochenlang in wassergefüllten Baumhöhlen der amazonischen Baumkronenregion. Foto: M. Henzl.



Abb. 13: Túngara-Frosch *Physalaemus pustulosus* (27 mm) Esquinas Regenwald, Costa Rica. An dieser Froschart wurde eindrucksvoll qun atitativ dokumentiert, daß Anzeigerufe neben ihren Nutzen (Attraktivität für Weibchen) auch Nachteile (Energieverbrauch, Ortbarkeit für Feinde) für das lautgebende Tier haben. Foto: W. Hödl.

Wechselnde Hintergrundgeräusche und räumliche wie zeitliche Unvorhersehbarkeit der Empfänger haben bei Fröschen zu starker Lautredundanz geführt. Oft kann man einzelne Männchen über Stunden, nächte- ja wochenlang bei der monotonen Werbung beobachten (HÖDL 1991) (Abb. 12). Die an die paarungsfähigen Weibchen gerichteten, sogenannten Anzeigerufe (engl. „advertisement calls") haben vielfach eine Zusatzfunktion: Arteigene Rivalen werden damit akustisch auf Distanz gehalten. Im Anzeigeruf ist somit neben der Mitteilung der Paarungsbereitschaft häufig auch die Information der Verteidigungsbereitschaft des Rufstandortes oder Territoriums enthalten. Bei Unterschreitung eines über die wahrgenommene Lautintensität indirekt gemessenen Minimalabstandes kommt es zu tätlichen Auseinandersetzungen des Revierbesitzers mit dem Eindringling (HÖDL 1982,1983).

Eindrucksvoll konnte die Doppelfunktion des Anzeigerufes am Beispiel zweier mittelamerikanischer Pfeiffroscharten gezeigt werden: Mit vorgespielten Lautattrappen wurde die Reaktion des Antillenpfeiffrosches *Eleutherodactylus coqui* (s. Abb. 30, HÖDL, in diesem Band) auf sein arteigenes Rufmuster getestet, das im wissenschaftlichen Artnamen lautmalerisch dokumentiert ist. Durch die alleinige, wiederholt vorgespielte Silbe „co" wurden lediglich die Männchen ab einer gewissen Lautstärke zu Wechselrufen stimuliert, während die Weibchen ausschließlich auf den Rufanteil „qui" mit Zuwanderung an den Lautsprecher reagierten (NARINS & CAPRANICA 1978). Anhand des Túngara-Frosches *Physalaemus pustulosus* (Abb. 13) konnte die komplexe Funktion des zusammengesetzten Anzeigerufes der Männchen aufgezeigt werden: Das weinerliche – dem Miauen einer Katze nicht unähnliche – erste Lautelement ist für die gegenseitige Erkennung der Artgenossen ausreichend. Die in Rufgemeinschaften meistens auf dieses Signal folgenden

kurzen Gluckser sind vor allem für die Weibchen attraktiv und dies um so mehr, je tiefer die Tonlage ist. So sind meist größere, mit einer tieferen Stimme ausgestattete Männchen – die zumeist auch die älteren und „erfahreneren" sind – in der Weibchenwerbung erfolgreicher als kleinere Individuen. Zusätzlich bevorzugen die Weibchen die rufaktivsten Tiere (RYAN 1980). Die besondere Attraktivität der anhaltenden Rufer hat jedoch auch ihren Preis: Túngara-Frösche benötigen beim Rufen bis zu 20mal mehr Energie als im Ruhezustand (TAIGEN & WELLS 1985). Zusätzlich zum nachteiligen Energieverbrauch werden die aktivsten Rufer am ehesten von der froschfressenden Fledermaus *Trachops cirrhosus* aufgefunden und verzehrt (RYAN, TUTTLE & RAND 1982). Durch die kommunikations-biologischen Studien am Túngara-Frosch (zusammenfassende Darstellung in RYAN 1985) konnte in der Kosten-Nutzen-Abwägung quantitativ belegt werden, daß die artspezifische Attraktivität der Rufe mit erhöhtem Energieaufwand und Risiko verbunden ist.

• Paarungsparasitische Satelliten-Männchen

Der hohe Energieverbrauch und das erhöhte Risiko bei der Lautgebung sowie der Umstand, daß Männchen meist in größeren Gruppen ihre Anzeigelaute produzieren, hat bei einigen Arten zu alternativen Paarfindungsstrategien geführt (ARAK 1983): So sind in Rufgemeinschaften immer wieder stumme paarungsbereite Männchen anzutreffen, die sich ungehindert – da akustisch inaktiv – in der Nähe von besonders lautaktiven Werbern aufhalten. Die als Satelliten-Männchen bezeichneten, nicht-rufenden Paarungsparasiten versuchen Weibchen abzufangen, die sich einem lautgebenden Konkurrenten nähern (PERRILL et al. 1978). Manche Männchen sind stets anhaltende Rufer, während andere durchgehend als Satelliten ihr Glück versuchen. Manchmal kommt es jedoch auch vor, daß Männchen ihre Strategie selbst innerhalb einer einzigen Nacht ändern (PERRILL et al. 1982).

Vielfach finden sich Männchen – jahreszeitlich und/oder tageszeitlich – vor den Weibchen an Ruf- und Laichplätzen ein. Möglicherweise haben die von den Männchen-Chören erzeugten „Klangwolken" eine ovulationsauslösende Wirkung (vergl. ZIMMERMANN & RAHMANN 1987). Die Freigabe von Eiern in die Leibeshöhle ohne die absolute Sicherheit, daß für die Befruchtung der nun besamungsbereiten Eier Männchen zur Verfügung stehen, wäre biologisch ein Unsinn. Meist noch in sicherer Entfernung von den wegen der leichten Lokalisierbarkeit stärker gefährdeten Rufgemeinschaften erfolgt die Ovulation. In der kurzen, meist nur wenige Stunden dauernden Zeitspanne zwischen dem Eisprung und der Eiabgabe suchen die Weibchen – „vor Liebe blind" – zwanghaft und unbeirrbar ein rufendes Männchen auf. Dennoch scheinen die Weibchen sich nicht mit jedem x-beliebigen Geschlechtspartner zu paaren, sondern auszuwählen. Neben Gesundheit sowie guter physischer Konstitution (gemessen an der Ausdauer beim Rufen und/oder an der Lautstärke) und Größe/Alter (tiefe Stimme) dürfte der soziale Status eines Rufers [Rangstellung innerhalb eines Chores (z.B. „Vorsänger")/ Reviergröße/ Qualität des Rufstandortes] bei der Wahl der Männchen eine Rolle spielen. Somit versuchen die an Fitnessmaximierung orientierten Weibchen über die akustische Information, den Träger der besten Gene als Vater für ihre Nachkommen auszuwählen. Die unterschiedliche Attraktivität konkurrierender Männchen ist anhand divergierender Paarungserfolge indirekt mehrfach nachgewiesen (ARAK 1988, HALLIDAY 1983, ROITHMAIR 1994, RYAN 1985 u.a.). Das Verhalten der Weibchen bei der Auswahl der Männchen ist hingegen unter Freilandbedingungen nur ansatzweise untersucht (ARAK 1983, PRÖHL 1995).

• Phonotaxis



Abb. 14: Anordnung eines Freilandexperiments zur Analyse der Phonotaxis (= akustisch orientierte Anwanderung) bei der amazonischen Pfeilgiftfroschart *Epipedobates femoralis*. Reserva Ducke, Manaus, Brasilien. Foto: W. Hödl.

Beim Großteil der Froscharten erfolgt die Anwanderung ausschließlich anhand akustischer Orientierung, der sogenannten Phonotaxis (GERHARDT & KLUMP 1988, RHEINLAENDER et al. 1979). Lediglich in unmittelbarer Nähe eines rufenden Männchens mögen optische, olfaktorische und eventuell taktile Parameter bei der Auffindung bzw. Wahl des Geschlechtspartners eine zusätzliche Rolle spielen (RAND 1988). Phonotaktisch sensible Weibchen werden vielfach in Rückspielversuchen mit akustischen Lautattrappen konfrontiert, um die Bedeutung einzelner Rufparameter für die Arterkennung, Partnerwahl und die akustischen Isolationsmechanismen bei Fröschen zu untersuchen (GERHARDT 1988). Die stereotype phonotaktische Reaktion territorialer Frösche ermöglicht es, synthetisch erstellte Lautattrappen auch bei Männchen auf ihre Wirksamkeit zu testen. Dabei bietet die über Wochen anhaltende phonotaktische Sensibilität der tagaktiven Pfeilgiftfrösche dem akustischen Experimentator zusammen mit der Temperaturkonstanz in Regenwäldern ideale Untersuchungsmöglichkeiten im Freiland (Abb. 14) (HÖDL 1983).

• Paarungs-, Agressions-, Befreiungs-, und Schreckrufe

Neben den Anzeigerufen, die der Anlockung der Weibchen als auch der Distanzerhaltung zwischen zwei oder mehreren rufenden Männchen dienen, sind mindestens vier weitere Ruftypen bei Amphibien bekannt (RAND 1988): Paarungsrufe (engl. „courtship calls") dienen ausschließlich der Anlockung und Stimulierung der Weibchen (vorwiegend im Nahbereich) und

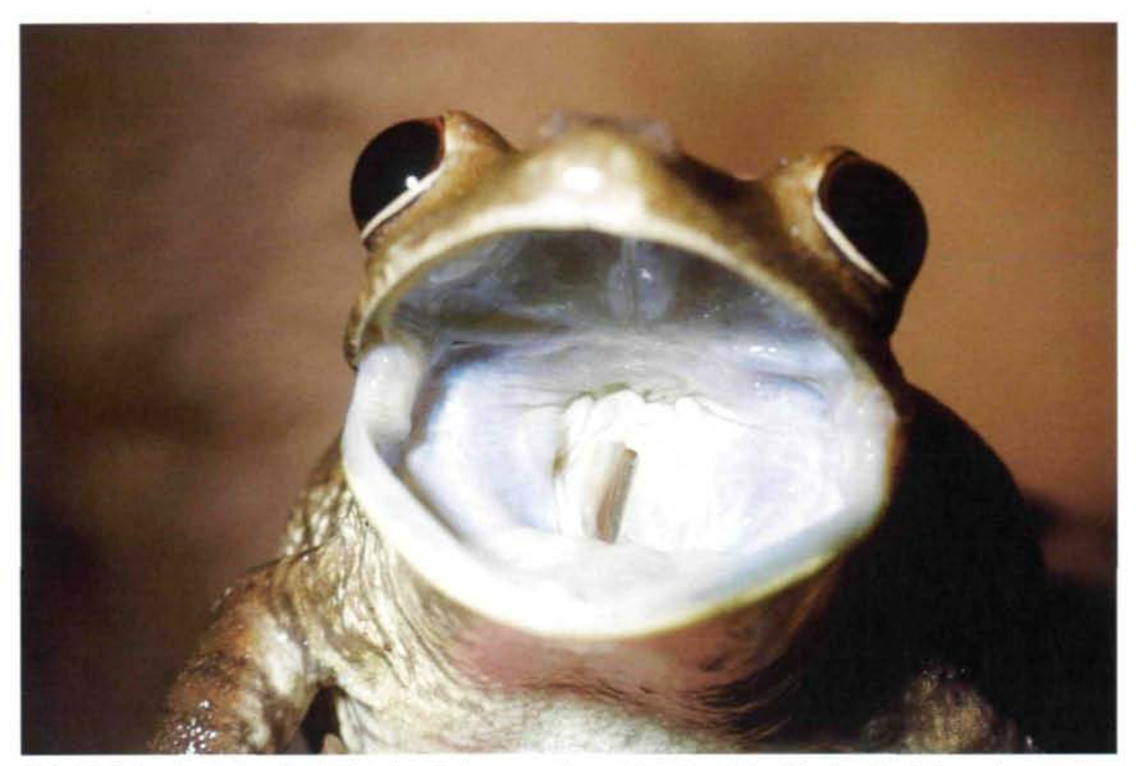


Abb. 15: Schreckrufe sind die einzigen Lautäußerungen die von Fröschen bei geöffnetem Maul abgegeben werden. Sie werden als letzte Hilfeschreie bei tödlicher Gefahr gedeutet und können sowohl von Männchen und ausnahmsweise auch von Weibchen und Jungtieren produziert werden. Wavrini's Baumfrosch, *Hyla wavrini* (Männchen, 86 mm), Manaus, Brasilien. Foto: W. Hödl.

führen zum Amplexus, nie jedoch zu aggressiven Verhaltensweisen. Aggressionsrufe („aggressive calls") werden von Fröschen vor oder während agonistischer Interaktionen produziert. Ihr Rufmuster besteht meist nicht – wie die Anzeigerufe – aus diskreten Einheiten sondern weist kontinuierliche Übergangsformen aus, die vermutlich den unterschiedlichen Grad der Aggressivität vermitteln (TUNNER 1978, WELLS 1988). Befreiungsrufe („release calls") produzieren entweder irrtümlich geklammerte Männchen oder nicht laichbereite Weibchen bei gleichzeitig heftigen Bewegungen der Flankenmuskulatur. Schreckrufe („distress calls") werden von beiderlei Geschlecht und Jungtieren meist unmittelbar nach der Attacke durch Freßfeinde (z.B. Vögel, Schlangen, Spinnen oder katzenartige Raubtiere) abgegeben (HÖDL & GOLLMANN 1986). Diese alarmierenden und warnenden (?) Signale sind der letzte Schrei nach Hilfe in tödlicher Gefahr und die einzigen Froschlaute, die bei geöffneten Maul ausgestoßen werden (Abb. 15).

• Rufe und Hörempfindlichkeit sind temperaturabhängig

Bei den Fröschen sind aufgrund ihrer wechselwarmen Lebensweise die physikalischen Rufparameter nicht konstant. Mit steigender Temperatur wird in der Regel die Dauer der Rufe und der Rufpausen verkürzt und die Tonlage erhöht. Da auch die spektrale und zeitliche Empfindlichkeit des Gehörs sich temperaturbedingt ändert, sind akustische Freilandexperimente (z.B. Rückspielversuche mit künstlichen Signalen) unter den wechselnden Temperaturbedingungen in den nördlichen und südlichen Breiten sehr aufwendig. Ein erstaunliches Phänomen in der Bioakustik der Frösche ist die auf temperaturabhängige Veränderungen im Rufspektrum parallel abgestimmte Verschiebung in der Hörempfindlichkeit der Weibchen (GERHARDT 1978).

Ökoakustik

Alle Froschrufe liegen im Hörbereich des Menschen, wobei die tiefsten Signale um 300 Hz und die höchsten Stimmen etwa bei 6 kHz ihr Energiemaximum besitzen (FRITSCH et al. 1988). In gemischtartigen Gemeinschaften dienen unterschiedliche Sendezeiten oder im Fall von gemeinsamen Chören die artspezifischen Tonlagen – analog den verschiedenen Trägerfrequenzen der einzelnen Radiostationen – dazu, sich im Stimmen-Durcheinander noch orientieren zu können (HÖDL 1977). In der Regel sind die Adressaten sowie die Rufstandorte benachbarter Frösche nur wenige Zentimeter bis Meter voneinander entfernt, so daß keine besonderen Rufstrategien notwendig sind, um „mit seiner Information durchzukommen". Im Gegensatz dazu sind Frösche ganz spezifisch angepaßt, wenn sie über weite Strecken kommunizieren. Da bestimmte Töne die vorhandenen Pflanzenstrukturen besser durchdringen als andere, können z.B. in weit verstreuten Baumkronenhöhlen sich fortpflanzende Frösche nur innerhalb des sog. „Morton'schen Frequenzfensters" zwischen etwa 1 kHz und 3 kHz kommunizieren (MARTEN & MARLER 1977, MORTON 1975). Gleichzeitig sollten während der Sendezeit möglichst keine breitbandigen Hintergrundgeräusche (wie z.B. Wind und Niederschläge) oder spektrale Konkurrenten auftreten. Bei dem die Baumkronenregion der amazonischen Regenwälder bewohnenden Krötenfrosch *Phrynohyas resinifictrix* ist es in der Tat so, daß diese tiefstimmige Art (vergl. Abb. 11,12) ausschließlich in windstillen und niederschlagsfreien Nächten – vorwiegend also in der regenarmen Zeit – zu hören ist. Rufaktivitäten in Trockenperioden sind für



Abb. 16: Mit Hilfe eines auf einem 115 m langen Schienenstrang fahrenden Kranes erforschen österreichische Biologen zusammen mit ihren venezuelanischen Kollegen das grüne Dach des Regenwaldes. Rio Surumoni, Amazonas, Venezuela. Foto: W. Hödl.

Abb. 17: Der Autor in der Beobachtungsgondel des von der Österreichischen Akademie der Wissenschaften zur Erforschung einer amazonischen Baumkronenregion bereitgestellten Turmdrehkranes. Foto: T. Schmuck.

Frösche eher untypisch. Um den großen Abstand (von 85 m bis über 200 m) zwischen den akustisch kommunizierenden Tieren überbrücken zu können, muß sich *Phrynohyas resinifictrix* dieser zeitlichen wie spektralen akustischen Nische bedienen. Im peruanischem Amazonastiefland, wo diese Baumfroschart näher untersucht wurde, waren wenige weitverstreut lebende – und ebenfalls über weite Strecken kommunizierende – Affen und Kleinbären die einzigen Mitbenützer des von *Phrynohyas* ausschließlich in der Nacht benutzten Frequenzbereiches (HÖDL 1991, HÖDL unveröff.).

Im Rahmen eines internationalen Forschungsprojektes sollen am Surumoni, einem Nebenfluß des Oriniko im Süden Venezuelas erstmals die ökoakustischen Gegebenheiten eines amazonischen Tieflandregenwaldes studiert werden. Dazu steht ein von der Österreichischen Akademie der Wissenschaften finanzierter Turmdrehkran mit Beobachtungsgondeln zur Verfügung, der einen – auch experimentellen – Zugang zu allen Stellen einer 14.300 Quadratmeter umfassenden Fläche ermöglicht (Abb.16, 17). Mit Hilfe der durch den Kran geschaffenen Möglichkeiten wird mittels Beschallungsexperimenten die akustische Durchdringbarkeit vor allem der Kronendachregion studiert werden.

Seismische Kommunikation bei Fröschen

Ein Sonderfall der akustischen Kommunikation bei Fröschen ist die Verständigung über Bodenerschütterungen. Der bodenlebende Weißlippenfrosch *Leptodactylus albilabris*, der in sumpfigen Stellen und Senken entlang von Bergbächen in Puerto Rico lebt, ist das erste Wirbeltier, bei dem deutliche anatomische, neurophysiologische und verhaltensbiologische Befunde für seismische Kommunikation vorliegen (NARINS 1990). Die Männchen erzeugen während der Lautabgabe durch die stoßartig auf den Boden schlagende Schallblase tieffrequente Substraterschütterungen. Neuronale Reaktionen auf Ganzkörpererschütterungen lassen annehmen, daß diese seismischen Wellen wahrgenommen werden. Dies insbesonders deshalb, weil die höchste Empfindlichkeit im Bereich der erzeugten Erschütterungsfrequenz liegt. Die Reichweite des hochfrequenten Luftschallsignals ist sehr beschränkt, und dies um so mehr je intensiver das Hintergrundrauschen ist. So ist es den mittels seismischer Signale kommunizierenden Weißlippenfröschen in ihrer ohnehin schon lauten Umgebung selbst bei kontinuierlicher Belegung aller für Frösche in Frage kommenden (Luft)Schallfrequenzen noch möglich, sich zu verständigen (NARINS 1990, 1995).

Wie aber machen sich in reißenden Bergbächen lebende Frösche vor der kontinuierlichen Geräuschkulisse ohne die Möglichkeit der seismischen Kommunikation verständlich? Das Rauschen eines Baches belegt alle hörbaren Frequenzen der Frösche (und des Menschen), wobei die tieftonigen Abschnitte besonders energiereich sind. Der Lautpegel eines Bergbaches erreicht im menschlichen Hörbereich etwa 85 dB bis 90 dB (re 20 μ Pa, gemessen 1 m über dem Fließbereich), was etwa dem Schallpegel eines in 1 m bis 2 m Entfernung rufenden Frosches entspricht. Um sich überhaupt auf akustischem Wege bemerkbar zu machen, verwenden daher nachtaktive und lautbegabte tropische Bachbewohner (wie z.B. die Glasfrösche) hohe piepsige Stimmen, die jedoch den Nachteil haben, nur auf kurze Distanz wirksam zu sein (DUELLMAN & TRUEB 1986). (Jeder Diskothekbesucher oder -anrainer weiß, daß tiefe Frequenzen sich besser als hohe Töne ausbreiten. Erst mit Annäherung an die Lautsprecher wird das tiefe Bumm-bumm der Bässe durch höherfrequente melodische Anteile ergänzt).



Abb. 18: Mit auffälligen Bewegungen der Hinterbeine zeigt ein Männchen (40 mm) des brasilianischen Winkerfrosches *Hylodes asper* seinen territorialen Anspruch an. Picinguaba, São Paulo, Brasilien. Foto: W. Hödl.



Abb. 19, 20: Tagaktive Tiere machen sich häufig mittels optischer Signale („Flaggen") bemerkbar: Die Anolis-Kletterechsen besitzen eine durch einen verwickelten Hebelmechanismus des Zungenbeines aufrichtbare Kehlfahne. *Norops polylepis* mit eingeklappter Kehlhaut (links: Abb. 19) und stark gespreizter Kehlfahne (rechts: Abb.20). Esquinas Regenwald, La Gamba, Costa Rica. Fotos: W. Hödl.

Zusätzlich zu seiner hohen Stimme weist der in rasch fließenden Abschnitten der Bergbäche des brasilianischen Küstenregenwaldes lebende Pfeiffrosch *Hylodes asper* eine Anpassung besonderer Art auf (HÖDL 1995, HÖDL et al. 1996). Er zeigt in Anwesenheit konkurrierender

Partner „Flagge"! (Abb. 18). [Diese optische Anzeige kann durchaus mit der gut untersuchten visuellen Kommunikation territorialer Kletterechsen verglichen werden (Abb. 19, 20)]. Als optisches Signal dienen dieser tagaktiven Froschart neben einer aufgerichteten weißen Brust die hellen, an ihren Spitzen deutlich verbreiterten Zehen, die als Kelle (=Winkzeichen) verwendet werden. Während des Rufvorganges – und gelegentlich auch ohne begleitende Lautäußerungen! – streckt der erregte Frosch in regelmäßigen Abständen sein rechtes oder linkes Hinterbein in einem Winkel von etwa 45 Grad schräg zur Seite. Dabei wird der Fuß leicht nach vorne abgewinkelt, sodaß die weiße Zehenoberseite dem Rivalen zugewandt ist. Vor dem dunklen Hintergrund der Geröllblöcke bzw. der bemoosten Steine eines Bergbaches (Abb. 21) leuchtet das helle Signal des sonst unscheinbar gefärbten Frosches. Der vorwiegend auf erhöhten Standorten positionierte Rufer und Winker wird von seinem Rivalen rasch erkannt. Nun kommt es zu Wink- und Rufduellen, bei denen meist der Revierbesitzer die auf Distanz geführte Auseinandersetzung unterbricht und den Eindringling anspringt und vertreibt, sofern dieser nicht ohnehin kurz nach der optischen Wahrnehmung des Platzhalters seinen Anspruch auf einen Rufstand in der Nähe des Revierbesitzers aufgegeben hat. Frösche die wie Winkerkrabben (*Uca* spp.) mit winkenden Bewegungen verbreiteter und bunter Extremitäten auf sich aufmerksam machen, sind lediglich aus tropischen Bergbächen bekannt. Als Ergebnis von Konvergenz (= stammesgeschichtliche Parallelentwicklung unter gleichartigen Umweltbedingungen bei nicht näher verwandten Taxa) kann das Vorkommen von winkenden Fröschen in unterschiedlichen Familien angesehen werden. So sind neben der Pfeiffroschart *Hylodes asper* (Leptodactylidae) Winkerfrösche aus den Familien der Echten Frösche (Ranidae), der Australischen Südfrösche (Myobatrachidae), der neotropischen Krötengattung *Atelopus* sowie der Baumfrösche (Hylidae) bekannt. Am Beispiel des in Borneo beheimateten raniden Frosches *Staurois parvus* wurde erstmals über die winkende Anzeige einer Froschart berichtet (HARDING 1982). Während *Hylodes asper* seine weißen Zehenoberflächen als Flagge benutzt, sind es bei dem unscheinbar dunkeloliv gefärbten *Staurois parvus* die hellblauen Schwimmhäute, die bei Streckung des Hinterbeines und abgespreizten Zehen deutlich sichtbar werden. Jüngsten Berichten zufolge gibt es auch nächtliche Winkerfrösche (bei der australischen Baumfroschgattung *Litoria*), wobei Winkbewegungen der territorialen Männchen bisher nur in hellen Mondnächten beobachtet werden konnten (RICHARDS 1992). Daß Winkerfrösche bisher ausschließlich in Bergbächen gefunden werden konnten, wird neben der kontinuierlichen Geräuschkulisse und den relativ großen Sichtweiten in Fließgewässern auch der raschen Fluchtmöglichkeit vor möglichen Freßfeinden (in das undurchsichtige, sprudelnde Gewässer) zugeschrieben (HÖDL 1995,1996).

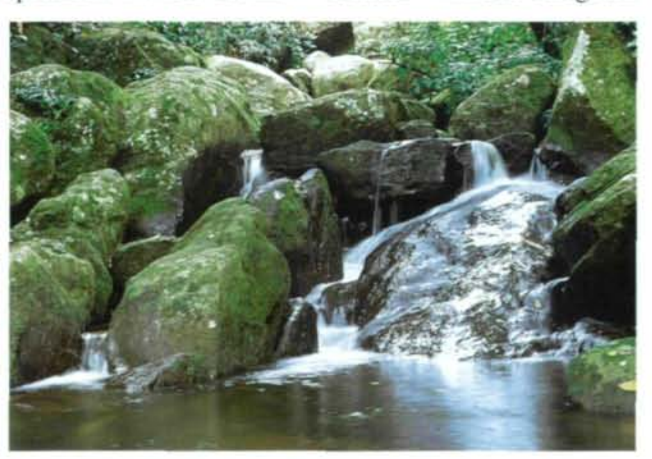


Abb. 21: Die lautstärksten Abschnitte von Bergbächen sind der bevorzugte Lebensraum des tagaktiven Brasilianischen Winkerfrosches *Hylodes asper* (Leptodactylidae). Picinguaba, São Paulo, Brasilien. Foto: W. Hödl.

Danksagung

Sämtliche vom Autor durchgeführten Studien zur Kommunikation und Fortpflanzungsbiologie der Froschlurche wurden vom Österreichischen Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung (FWF) (Proj. 4346, 5403, 8743, 11565) finanziell unterstützt. Der ehemalige Vorstand des Instituts für Zoologie der Universität Wien, em. Univ. Prof. Dr. Friedrich Schaller, und der ehemalige Direktor des Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia (INPA) in Manaus, Brasilien, em. Univ. Prof. Dr. Warwick E. Kerr, haben meine tropenbiologischen Studien initiiert bzw. durch ihr persönliches Engagement erst ermöglicht. Stellvertretend für alle brasilianischen Mitarbeiter und Kollegen sei hier Univ. Prof. Dr. Miguel T. Rodrigues, Institut für Biowissenschaften der Universität von São Paulo, namentlich gedankt, mit dem mich eine ungetrübte freundschaftliche Zusammenarbeit in tropenbiologischer Lehre und Forschung seit 1978 verbindet.

Literatur:

ARAK A. (1983): Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. In: BATESON P. (ed.): Mate choice. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 181-210.

ARAK A. (1988): Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive attraction? Behav.Ecol.Sociobiol. **22**: 317-327.

BAILEY W.J. (1991): Acoustic behaviour of insects. An evolutionary perspective. Chapman and Hall. London.

BERGMANN H.-H. & H.-W. HELB (1982): Stimmen der Vögel Europas. BLV Verlag. München.

CAPRANICA R.R. (1977): Auditory processing of vocal signals in anurans. In: TAYLOR D.H. & S.I. GUTTMAN (eds): The reproductive biology in amphibians. Plenum Press. New York, pp. 337-355.

CAPRANICA R.R., FRISHKOPF L.S. & E. NEVO (1973): Encoding of geographic dialects in the auditory system of the cricket frog. Science **182**: 1272-1275.

DUELLMAN W.E. & L. TRUEB (1986): Biology of amphibians. McGraw-Hill. New York.

FRITSCH B., RYAN M.J., WILCZYNSKI W., HETHERINGTON T.E. & W. WALKOWIAK (eds.) (1988): The evolution of the amphibian auditory system. John Wiley & Sons. New York.

GANS C. (1973): Sound production in the Salientia: mechanism and evolution of the emitter. Amer. Zool. **13**: 1179-1194.

GERHARDT H.C. (1975): Sound pressure levels and radiation patterns of the vocalizations of some North American frogs and toads. J. Comp. Phys. A **102**: 1-12.

GERHARDT H.C. (1978): Temperature coupling in the vocal communication system of the gray treefrog, *Hyla versicolor*. Science **199**: 992-994.

GERHARDT H.C. (1988): Acoustic properties used in call recognition by frogs and toads. In: FRITSCH B., RYAN M.J., WILCZYNSKI W. & HETHERINGTON T.E. & W. WALKOWIAK (eds.): The evolution of the amphibian auditory system. John Wiley & Sons. New York. pp. 455-483.

GERHARDT H.C. & G.M. KLUMP (1988): Phonotactic responses and selectivity of barking treefrogs (*Hyla gratiosa*) to chorus sounds. J. Comp. Physiol A **163**: 795-802.

HALLIDAY T.R. (1983): Do frogs and toads choose their mates? Nature **306**: 226-227.

HARDING K.A. (1982): Courtship display in a Bornean frog. Proc. Biol. Soc. Washington **95**: 621-624.

HÖDL W. (1977): Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. Oecologia **28**: 351-363.

HÖDL W. (1982): *Phyllobates femoralis* (Dendrobatidae): Rufverhalten und akustische Orientierung der Männchen (Freilandaufnahmen). Wiss. Film CTf 1788. BHWK Wien.

HÖDL W. (1983): Rufverhalten und Phonotaxis bei Männchen von *Phyllobates femoralis* (Dendrobatidae). Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1983: 172.

HÖDL W. (1991): *Phrynohyas resinifictrix* (Hylidae, Anura) - Calling behaviour. Wiss. Film **42**: 63-70.

HÖDL W. (1993): Amazonien aus der Froschperspektive. In: AUBRECHT G., BRANDS M., GUSENLEITNER F., SPETA F. & S. WEIGL (eds.): Amerika - Zur Entdeckung - Kulturpflanzen - Lebensraum Regenwald. Kataloge des OÖ Landesmuseums NF. **61**: 499-545.

HÖDL W. (1995): Ein Frosch zeigt Flagge. TI Magazin **125**: 46-51.

HÖDL W. & G. GOLLMANN (1986): Distress calls in neotropical frogs. Amphibia-Reptilia **7**, 11-21.

HÖDL W. & E. PAVLOUSEK (1983): *Syntermes molestus* (Nasutitermitinae): Klopfalarm und Fluchtverhalten (mit Freilandaufnahmen). Wiss. Film CTf 1789. BHWK Wien.

HÖDL W., RODRIGUES M.T., ACCACIO G.M., LARA P.H., PAVAN D., SCHIESARI L.C. & G. SKUK (1996): Foot-flagging display in the Brazilian stream-breeding frog *Hylodes asper* (Leptodactylidae). Wiss Film CTf 2703 ÖWF Wien.

HUBER F. & J. THORSON (1988). Akustische Verständigung bei Grillen. In: FRANK D. (ed.): Biologie des Sozialverhaltens. Spektrum d. Wiss., Verl.Ges. Heidelberg, pp. 126-135.

KRAMER B., KIRSCHBAUM F. & H. MARKL (1981): Species specifity of electric organ discharches in a sympatric group of gymnotoid fish from Manaus (Amazonas). In: SZABO T. & D. CZEH (eds.): Sensory physiology of aquatic lower vertebrates, Adv. Physiol.Sci. **31**: 195-219.

KREBS J.R. & N.B. DAVIES (1981): Öko-Ethologie. Parey. Hamburg, Berlin.

LADICH F. (1991): Fische schweigen nicht. Lautbildung, Hören und akustische Kommunikation bei Fischen. Naturw. Rundschau **44**: 379-384.

LEWIS B.(ed.) (1983): Bioacoustics. A comparative approach. Academic Press. London.

LIU C.C. (1935): Types of vocal sac in the Salientia. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. **41**: 19-40.

LLOYD J.L. (1988): Die gefälschten Signale der Glühwürmchen. In: FRANK D. (ed.): Biologie des Sozialverhaltens. Spektrum d. Wiss. Verl. Ges. Heidelberg, pp. 96-104.

LÖRCHER K. (1969): Vergleichende bioakustische Untersuchungen an der Rot- und Gelbbauchunke, *Bombina bombina* (L.) und *Bombina variegata* (L.). Oecologia **3**: 84-124.

MARTIN W.F. (1967): Mechanism and evolution of sound production in the toad genus *Bufo*. M.Sc. Thesis, Uni.Texas.

MARTIN W.F. (1972): Evolution of vocalization in the genus *Bufo*. In: BLAIR W.F. (ed.): Evolution in the genus *Bufo*. Univ. of Texas Press, Austin, pp. 279-309.

MCGREGOR P.K. & R.D. RANFT (1994): Equipment for sound analysis and playback: a survey. Bioacoustics **6**: 83-86.

MARTEN K. & P. MARLER (1977): Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate habitats. Behav. Ecol. Sociobiol. **2**: 271-290.

MARTEN K. & P. MARLER (1977): Sound transmission and its significance for animal vocalization. II. Tropical forest habitats. Behav. Ecol. Sociobiol. **2**: 291-302.

MORTON E.S. (1975): Ecological sources of selection on avian sounds. Amer. Nat. **108**: 17-34.

NARINS P. (1990): Seismic communication in anuran amphibians. BioScience **40**: 268-274.

NARINS P. (1995): Frog communication. Scientific American August 1995: 62-67.

NARINS P.M. & R.R. CAPRANICA R.R. (1978): Communicative significance of the two-note call of the treefrog *Eleutherodactylus coqui*. J. Comp. Physiol. A **127**: 1-9.

NEUBAUR F. (1949): Die Stimmen der einheimischen Froschlurche. Lb. Nass.V. NK **90**: 1-5.

PERRILL S.A., GERHARDT H.C. & R. DANIEL (1978): Sexual parasitism in the green treefrog, *Hyla cinerea*. Science **200**: 1179-1180.

PERRILL S.A., GERHARDT H.C. & R. DANIEL R. (1982): Mating strategy shifts in male green treefrogs (*Hyla cinerea*): an experimental study. Animal Behaviour **30**: 43-48.

PRÖHL H. (1995): Territorial- und Paarungsverhalten von *Dendrobates pumilio*. Unpubl. Diplomarbeit, Univ. Hannover.

RANFT R. (1995): Avisoft-Sonograph Pro 2.3 sound analysis software for Windows PCs. Bioacoustics **6**: 253-260.

RAND A.S. (1988): An overview of anuran acoustic communication. In: FRITSCH B., RYAN M.J., WILCZYNSKI W., HETHERINGTON T.E. & W. WALKOWIAK (eds.) (1988): The evolution of the amphibian auditory system. John Wiley & Sons. New York, pp. 415-431.

RHEINLAENDER J., GERHARDT H.C., YAGER D. & R.R. CAPRANICA (1979): Accuracy of phonotaxis in the green treefrog (*Hyla cinerea*) J. Comp. Physiol. A **133**: 247-255.

RICHARDS S.J. (1992): Foot-flagging displays of some Australian frogs. Mem. Queensland Mus. **32**: 302.

ROITHMAIR M.E. (1994): Male territoriality and female mate selection in the dart-poison frog *Epipedobates trivittatus* (Dendrobatidae, Anura). Copeia 1994: 107-115.

RYAN M.J. (1980): Female mate choice in a neotropical frog. Science **209**: 523-525.

RYAN M.J. (1985): The Túngara Frog. A study in sexual selection and communication. Univ. Chicago Press, Chicago.

RYAN M.J., TUTTLE M.D. & A.S. RAND (1982): Bat predation and sexual advertisement in a neotropical anuran. Amer. Nat. **119**: 136-139.

SCHNEIDER H. (1966): Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche (Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Hylidae). Z. Morph. Ökol.Tiere **57**: 19-136.

SCHWINK I. (1954): Experimentelle Untersuchungen über Geruchssinn und Strömungswahrnehmung in der Orientierung bei Nachtschmetterlingen. Z. vergl. Physiol. **37**: 19-56.

TAIGEN T.L. & K.D. WELLS (1985): Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). J. Comp. Physiol. B **155**: 163-170.

TEMBROCK G. (1975): Biokommunikation. Rowohlt Taschenbuch Verlag 1975. Hamburg.

THIELCKE G. (1970). Vogelstimmen. Verständliche Wissenschaft **104**. Springer-Verlag. Berlin.

TUNNER H.G. (1978): Kampfverhalten mitteleuropäischer Wasserfrösche [*Rana lessonae, Rana ridibunda, Rana esculenta* (Hybride)]. Film CTf 1628 BHWK Wien.

WELLS K.D. (1988): The effect of social interactions on anuran vocal behavior. In: FRITSCH B., RYAN M.J., WILCZYNSKI W., HETHERINGTON T.E. & W. WALKOWIAK (eds.) (1988): The evolution of the amphibian auditory system. John Wiley & Sons. New York, pp. 433-454.

WICKLER W. & U. SEIBT (1977): Das Prinzip Eigennutz. Ursachen und Konsequenzen sozialen Verhaltens. Hoffmann und Campe. Hamburg.

WILSON E.O. (1971): The insect societies. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Mass. USA.

ZIMMERMANN E. & H. RAHMANN (1987): Acoustic communication in the poison-arrow frog *Phyllobates tricolor*: Advertisement calls and their effects on behavior and metabolic brain activity of recipients. J. Comp. Physiol. A **160**: 693-702.

Anschrift des Verfassers:
Univ.-Doz. Mag. Dr. Walter Hödl
Institut für Zoologie der Universität Wien
Abteilung Evolutionsbiologie
Althanstraße 14
A-1090 Wien, Austria